УДК 599.426—115.6

И. И. Дзеверин

ПОЛОВОЙ ДИМОРФИЗМ В ЗНАЧЕНИЯХ КРАНИОМЕТРИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ПРУДОВЫХ НОЧНИЦ (CHIROPTERA)

Статевий диморфізм у значеннях краніометричних ознак ставкових нічниць (Chiroptera). **Дзеверін І. І.**— У самців *M. dasycneme* нижня щелепа коротша, ніж у самок, а верхні зубні ряди розставлені ширше (крім передньої частини щелепи). Протилежний комплекс ознак спостерігається у самок. Канонічна дискримінаційна функція, розрахована для 72 екз. *M. dasycneme* з центральної та східної частин видового ареалу, дозволяє правильно визначити статеву приналежність 80,6 % особин.

Ключові слова: статевий диморфизм, краніометричні ознаки, Chiroptera, *Myotis dasycneme*.

Sexual Dimorphism in Values of Craniometric Characters in Pond Bats (Chiroptera). Dzeverin I. I.——Craniometric investigation of 72 adult *M. dasycneme* specimens from central and eastern parts of specific geographic range shows that sexual dimorphism is present in the variation of some characters. A mandible in males is shorter than in females while upper toothrows are placed broader (except the anteriormost part of upper jaw). An opposite complex of character states is represented in females. Stepwise discriminant function analysis and canonical variates analysis were used to assess the distinctiveness of sexes. Canonical function allows to determine correctly sexual status of 80,6 % of specimens.

Key words: Sexual Dimorphism, Craniometric Characters, Chiroptera, *Myotis dasycneme*.

Прудовые ночницы (*Myotis dasycneme* Boie, 1825) выделяются среди других видов ночниц целым рядом особенностей, среди которых не характерный для палеарктических летучих мышей тип расселения, далеко зашедшая специализация в приспособлении к обитанию в околоводных условиях, ряд морфологических и иных особенностей (Кузякин, 1950; Абеленцев та ін., 1956; Horáček, Hanák, 1989). Во многих аспектах данный вид практически не изучен. Это касается, в частности, полового диморфизма. Между тем данные, относящиеся к другим видам летучих мышей, в том числе и ночниц, свидетельствуют о вполне достоверном, хотя и незначительном различии в размерах и статистических характеристиках количественных признаков у животных разного пола (Рахматулина, 1991; Bogdanowicz, 1992; Horáček, Hanák, 1983—1984; Sigmund, 1964).

Цель настоящей статьи — дать общее описание полового диморфизма в изменчивости краниометрических признаков прудовых ночниц из центральной и восточной частей видового ареала и разработать алгоритм диагностики пола по этим признакам. Материалом для работы послужили коллекции черепов ночниц данного вида, хранящиеся в Зоологическом музее Московского университета и Зоологическом музее РАН (С.-Петербург). Пользуюсь случаем выразить признательность сотрудникам названных учреждений, предоставившим возможность изучения коллекционного материала.

Материал и методы. Было изучено 72 черепа взрослых прудовых ночниц (51 ♀ 21 ♂), из 11 местообитаний: Старая Ладога (Ленинградская обл.), оз. Селигер (Тверская обл.), Можайский р-н (Московская обл.), Вишняки (окр. Москвы), Балашиха (Московская обл.), Рязань, Воронежский заповедник (Воронежская обл.), Бобровский р-н (там же), Вольск (Саратовская обл.), Орск (Оренбургская обл.), Тобольск (Тюменская обл.).

В работе использованы следующие краниометрические признаки: 1) расстояние между ветвями нижней челюсти у окончания зубного ряда (MDB1). 2) максимальное

расстояние между венечными отростками нижней челюсти (MDB2), 3) максимальное расстояние между суставными отростками нижней челюсти (MDB3), 4) максимальное расстояние между угловыми отростками нижней челюсти (MDB4), 5) высота черепа в затылочной части (OCCH), 6) ширина мозговой капсулы (BRCB), 7) ширина черепа в районе сосцевидных отростков (MASTB), 8) скуловая ширина (ZYGB), 9) минимальная ширина межглазничного промежутка (ORB1), 10) ширина межглазничного промежутка у основания верхнечелюстных костей (ORB2), 11) ширина большого затылочного отверстия (FMB), 12) расстояние между суставными отростками чешуйчатых костей (SQB), 13) ширина верхней челюсти на уровне третьих коренных (MOLB), 14) ширина верхней челюсти на уровне третьих предкоренных (PREMB), 15) ширина верхней челюсти на уровне клыков (CANB), 16) общая длина нижней челюсти (GMDL), 17) длина нижнего ряда зубов (MDL1), 18) расстояние от клыка до вершины венечного отростка (MDL2), 19) расстояние от клыка до суставного отростка (MDL3), 20) расстояние от клыка до углового отростка (MDL4), 21) расстояние от вершины венечного отростка до наиболее отстоящей от срединной плоскости точки углового отростка (MDH), 22) общая длина черепа (GL), 23) длина мозговой капсулы (BRCL), 24) кондилобазальная длина черепа (CBL), 25) расстояние от альвеол первого верхнего резца до передней точки глазничной впадины (у основания скуловой дуги) (MAXL), 26) длина верхнего ряда зубов (MXT1) и 27) расстояние от клыка до третьего предкоренного (MXT2). Все промеры снимали штангенциркулем с точностью до 0,1 мм. Признаки 16—27 измеряли по правой стороне черепа. В скобках приведены условные обозначения, которые используются в этой статье в тексте и таблицах. Результаты всех измерений приводятся в миллиметрах.

В основу анализа были положены методы шагового дискриминантного и канонического анализа (Бартлетт, 1968; Справочник..., 1990). Были использованы также стандартные методы статистической обработки данных и однофакторного дисперсионного анализа. Многомерный анализ осуществлялся на данных с восстановленными пропусками. Вычисления проводились на ПЭВМ типа ЕС-1841 с помощью статистического пакета CSS/3 (Stat Soft, Inc., 1991, США).

Результаты. Средние значения (M) краниометрических признаков у прудовых ночниц разного пола, а также стандартные отклонения (SD) приведены в табл. 1. Большинство межполовых различий недостоверно. Как явствует из результатов дисперсионного анализа (табл. 2), половой диморфизм значим лишь для 4 признаков — PREMB, CANB, GMDL и MDH (на уровне $p<5\,\%$). Дискриминантный анализ дал несколько иные результаты: в ходе шаговой процедуры в анализ было включено 11 признаков — PREMB, GMDL, CANB, ZYGB, MDL4, SQB, MDB3, MDB1, MOLB, FMB и MDL2. При этом размеры PREMB, ZYGB, MDB3, MOLB и MDL2 несколько большие у самцов, а GMDL, CANB, MDL4, SQB, MDB1 и FMB — у самок. Достоверность результатов дискриминантного анализа довольно высока: квадрат расстояния Махаланобиса между группами равен 3,415 (что соответствует $F(11;\,59)=3{,}801$ и $p=0{,}038\,\%$).

Методами канонического анализа были рассчитаны коэффициенты канонической функции (табл. 3). Суммировав произведения этих коэффициентов с эмпирическими значениями признаков, можно получить ее значения для каждой особи. Среднее значение этой функции у самок равно 0,53, у самцов же оно является отрицательным: —1,29. Значение канонической функции, соответствующее границе разбиения, тоже отрицательно: —0,867.

С помощью коэффициентов из табл. 3 можно приблизительно диагностировать половую принадлежность особи по ее черепу. Оценка этим методом половой принадлежности 72 прудовых ночниц, изучаемых в данной работе, дала правильные результаты примерно в 4/5 всех случаев (табл. 4). При этом наибольшее число ошибочных определений (11 из 14) приходится на южную и восточную части ареала (Тюменская, Оренбургская и особенно Саратовская и Воронежская обл.), что

Таблица 1. Основные характеристики краниометрических признаков самок и самцов прудовых ночниц

Table 1. Male and female pond bat principal craniometric characteristics

Признак	Самки			Самцы		
	n	M	SD	n	M	SD
MDB1	51	4,33	0,205	21	4,28	0,216
MDB2	51	8,85	0,298	21	8,90	0,312
MDB3	51	8,76	0,285	21	8,87	0,388
MDB4	50	9,07	0,355	21	9,11	0,323
OCCH	51	5,75	0,261	21	5,80	0,301
BRCB	51	8,87	0,188	21	8,81	0,202
MASTB	51	9,55	0,223	21	9,49	0,173
ZYGB	50	11,36	0,262	19	11,43	0,214
ORB1	51	5,25	0,209	21	5,21	0,118
ORB2	51	6,61	0,343	21	6,60	0,252
FMB	50	3,83	0,165	21	3,80	0,183
SQB	51	7,80	0,222	21	7,68	0,349
MOLB	51	7,24	0,181	21	7,31	0,298
PREMB	51	6,36	0,279	21	6,53	0,211
CANB	51	3,38	0,195	21	3,26	0,240
GMDL	51	12,75	0,331	21	12,57	0,274
MDL1	51	6,93	0,176	21	6,86	0,150
MDL2	51	8,44	0,275	21	8,43	0,278
MDL3	51	11,16	0,305	21	11,05	0,289
MDL4	50	11,83	0,306	21	11,68	0,264
MDH	51	4,65	0,172	21	4,56	0,147
GL	51	17,37	0,330	21	17,26	0,294
BRCL	51	9,71	0,202	21	9,74	0,204
CBL	51	16,72	0,373	21	16,57	0,361
MAXL	51	5,35	0,272	21	5,34	0,252
MXT1	51	6,48	0,294	21	6,46	0,175
MXT2	51	2,93	0,137	21	2,91	0,182

Таблица 2. Дисперсионный анализ влияния половой принадлежности на значения краниометрических признаков

Table 2. ANOVA test for sex related craniometric characters values

Признак	Факториальная дисперсия		Остаточная дисперсия		F	p, %
	df	MS	df	MS		
MDB1	1	0,030	70	0,043	0,68	41,18
MDB2	1	0,037	70	0,091	0,41	52,38
MDB3	1	0,167	70	0,101	1,65	20,30
MDB4	1	0,029	69	0,120	0,24	62,44
OCCH	1	0,037	70	0,075	0,50	48,10
BRCB	1	0,049	70	0,037	1,31	25,59
MASTB	1	0,051	70	0,044	1,16	28,59
ZYGB	1	0,079	67	0,062	1,26	26,58
ORB1	1	0,021	70	0,035	0,60	44,31
ORB2	1	0,000	70	0,102	0,00	98,93
FMB	1	0,013	69	0,029	0,44	51,14
SQB	1	0,228	70	0,070	3,26	7,53
MOLB	1	0,066	70	0,049	1,34	25,09
*PREMB	1	0,463	70	0,068	6,77	1,13
*CANB	1	0,226	70	0,044	5,18	2,59
*GMDL	1	0,474	70	0,100	4,75	3,26
MDL1	1	0,074	70	0,028	2,58	11,25
MDL2	1	0,001	70	0,076	0,01	93,47
MDL3	1	0,181	70	0,090	2,01	16,08
MDL4	1	0,337	69	0,087	3,89	5,25
*MDH	1	0,131	70	0,027	4,78	3,22
GL	1	0,163	70	0,103	1,59	21,14
BRCL	1	0,009	70	0,041	0,22	64,39
CBL	1	0,318	70	0,137	2,33	13,15
MAXL	1	0,000	70	0,071	0,00	95,17
MXT1	1	0,007	70	0,070	0,11	74,53
MXT2	1	0,003	70	0,023	0,11	73,86

* — влияние фактора половой принадлежности достоверно на уровне $p<5\%$.

 ISSN 0084—5604. Вестн. зоологии. 1995, № 1

Таблица 3. Коэффициенты канонической функции
Table 3. Canonical variable coefficient

Признак	Коэффициент	Признак	Коэффициент
PREMB	—1,1512	MDB3	—1,7123
GMDL	1,0265	MDB1	2,7960
CANB	1,7901	MOLB	—2,4905
ZYGB	—1,5800	FMB	1,4600
MDL4	2,5040	MDL2	—1,0780
SQB	2,0305	Свободный член	—14,3469

Таблица 4. Результаты дискриминации 72 особей прудовой ночницы (строки — наблюдаемое соотношение, столбцы — прогноз)
Table 4. Results of 72 pond bat specimens discrimination (rows: observed ratio; columns: forecast)

Группа	Результаты дискриминации		Правильно определено, %
	Самки	Самцы	
Самки	43	8	84,31
Самцы	6	15	71,43
Всего	49	23	80,56

может быть связано с какими-то географически обусловленными особенностями соответствующих популяций.

Обсуждение. Несмотря на слабую выраженность полового диморфизма в размерах и изменчивости краниометрических признаков, общий характер межполовых различий организации черепа в целом ясен. Для самцов характерны шире расставленные верхние зубные ряды (кроме передней части верхней челюсти) и более короткая нижняя челюсть. У самок нижняя челюсть длиннее, чем у самцов, верхние зубные ряды расставлены в передней части челюсти шире, а в средней и задней — уже.

Важная особенность полового диморфизма у прудовых ночниц связана с географической изменчивостью черепа. В доступных автору материалах не представлены, к сожалению, прудовые ночницы из западноевропейских популяций. Между тем они заметно отличаются по размерам от восточноевропейских и азиатских форм. С. И. Огнев (1928 и др. работы) выделял, основываясь на этих различиях, два подвида прудовых ночниц; *M. d. dasycneme* (Западная Европа) и *M. d. major* (Восточная Европа, Северная Азия). Хотя эта классификация в дальнейшем не была подтверждена (Абелєнцев та ін., 1956), сопоставление данных по западным популяциям прудовых ночниц с результатами настоящей работы было бы полезным для анализа полового диморфизма.

Что же касается тех популяций, которые изучены в этой работе, то общий характер полового диморфизма в них явно различается, а поэтому каноническая функция, выведенная в работе, характеризует разные популяции с неодинаковой точностью. Эти межпопуляционные различия, видимо, связаны с высокой степенью изолированности отдельных популяций изучаемого вида (Кузякин, 1950; Horáček, Hanák, 1989).

О происхождении полового диморфизма у прудовых ночниц можно говорить пока еще только предположительно. Скорее всего незначительные различия в размерах и пропорциях черепа самок и самцов

являются побочным результатом особенностей протекания морфогенетических процессов в индивидуальном развитии прудовых ночниц разного пола. Вполне вероятно также действие в эволюции ночниц направленных факторов, непосредственно формировавших половой диморфизм. В число этих факторов входят, с одной стороны, половой отбор и, с другой, «обычный» естественный отбор. Действие естественного отбора может вести к увеличению размеров самок (адаптация к усилению нагрузок в период беременности и выкармливания). Кроме того, в некоторых случаях возможна конкуренция в использовании ресурсов между особями разных полов, ведущая к расхождению их признаков. Обзор всех трех типов отбора в приложении к рукокрылым приведен в работе М. Р. Ганнона и др. (Gannon et al., 1992). Надо полагать, дальнейшие исследования позволят определить достоверность влияния и непосредственную роль каждого из перечисленных факторов в формировании полового диморфизма прудовых ночниц в их онтогенезе и эволюции.

Абеленцев В. І., Підоплічко І. Г., Попов Б. М. Ссавці. Загальна характеристика ссавців. Комахоїдні кажани.— К. : Вид-во АН УРСР, 1956.— 448 с.— (Фауна України; Т. 1. Вип. 1).
Бартлетт М. С. Многомерная статистика // Теоретическая и математическая биология.— М. : Мир, 1968.— С. 221—246.
Кузякин А. П. Летучие мыши (Систематика, образ жизни и польза для сельского и лесного хозяйства).— М. : Сов. наука, 1950.— 443 с.
Огнев С. И. Звери Восточной Европы и Северной Азии. Т. 1 : Насекомоядные и летучие мыши.— М., Л. : Госиздат, 1928.— XVI+631 с.
Рахматулина И. К. Рукокрылые Восточного Закавказья (Фауна, экология, зоогеография). Дисс. ... докт. биол. наук.— Баку, 1991.— В 2 т.— 656 с.
Справочник по прикладной статистике. Т. 2.— М. : Финансы и статистика, 1990.— 526 с.
Bogdanowicz W. Sexual dimorphism in size of the skull in European Myotis daubentoni (Mammalia, Chiroptera) // Prague Studies in Mammalogy.— Praha : Charles Univ. Press, 1992.— P. 17—25.
Gannon M. R., Willig M. R., Jones J. K. Morphometric variation, measurement error, and fluctuating asymmetry in the red fig-eating bat (Stenoderma rufum) // Tex. J. Sci.— 1992.— 44, N 4.— P. 389—404.
Horáček I., Hanák V. Comments on the systematics and phylogeny of Myotis nattereri (Kuhl, 1818) // Myotis.— 1983—1984.— 21—22.— S. 20—29.
Horáček I., Hanák V. Distributional status of Myotis dasycneme // European Bat Research 1987.— Praha : Charles Univ. Press, 1989.— P. 565—590.
Sigmund L. Relatives Wachstum und intraspezifische Allometrie der Großmausohr (Myotis myotis Borkh.) // Acta Univ. Carolinae. Biol.— 1964.— N 3.— P. 235—303.

Институт зоологии НАН Украины
(252601 Киев)

Получено 06.12.93

ЗАМЕТКИ

Слизевик Fuligo septica (L.) Wigg.— первый выявленный кормовой миксомицет Agathidium (Neoceble) mandibulare Sturm (Coleoptera, Leiodidae) в Закарпатье. — *A. mandibulare* сохранился в гербарном образце зрелого плодоношения *Fuligo*, собранного 29.08.1994 Т. И. Кривомаз в Черногоре, близ с. Луги, по дороге на Менчул. Сведения о кормовых миксомицетах *A. mandibulare* на территории бывшего СССР в литературе отсутствуют.— **Е. Э. Перковский** (Международный Соломонов университет, Киев), **Т. И. Кривомаз** (Киевский университет).